Institut royal des Sciences naturelles de Belgique

BULLETIN

Tome XXXII, n° 36
Bruxelles, juillet 1956.

Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen

MEDEDELINGEN

Deel XXXII, nr 36
Brussel, juli 1956.

NOTES SUR LES MAMMIFERES.

XLIV. — De la différenciation des Carnivores aeluroïdes,

par Serge FRECHKOP (Bruxelles).

Depuis la subdivision par FLOWER (1869) des *Carnivora* en trois catégories : *Arctoidea, Cynoidea* et *Aeluroïdea,* l'arrangement systématique de cet ordre n'a pas fait beaucoup de progrès. Quelques naturalistes ont cru contribuer au perfectionnement de la classification en remplaçant les noms précités des groupes par des nouveaux, moins heureux au point de vue étymologique; ils n'ont pas apporté des critères nouveaux.

Dans son étude sur la région auditive des Carnivores autres que les Aeluroïdes, J. R. HOUGH (1948) remarque que l'étude de la base du crâne en fait d'argument taxonomique, est de peu de valeur pratique en paléontologie des Mammifères, étant donné, en premier lieu, que beaucoup de formes fossiles ne consistent qu'en des mâchoires inférieures, en des fragments des mâchoires supérieures ou en crânes incomplets.

L'étude plus approfondie des mâchoires inférieures s'impose donc aux paléontologistes et, pour les aider, aux zoologistes, ceux-ci ayant l'avantage de pouvoir observer aussi bien le fonctionnement que la forme des organes. Cette note préliminaire a pour but d'attirer l'attention sur un caractère particulier de la mandibule des Hyènes et sur certaines corrélations entre la forme de cette partie et la structure du crâne entier dans la série des *Aeluroidea* (1).

(1) Ce nom doit être conservé malgré que Frédericq CUVIER ait eu l'imprudence de désigner du nom générique *Ailurus* — synonyme grec du nom latin *Felis* — le Panda qui fait partie de la catégorie des *Arctoidea.*

Il y aura bientôt un siècle, Nicolas SEVERTZOW (1857), adoptant les vues d'Isidore GEOFFROY SAINT-HILAIRE, disposait les « quatre familles types » des Carnivores « comme quatre points cardinaux » (l. c., p. 389) :

Ursidés

Mustélidés Viverridés

Félidés

Ce faisant, SEVERTZOW notait cependant (l.c., p. 390) que les Canidés et les Hyénidés restaient « en dehors » de cette disposition, de même que le Kinkajou, *Potos flavus* (SCHREBER), qui, pour Is. GEOFFROY SAINT-HILAIRE, constituerait à lui seul tout un sous-ordre et, pour SEVERTZOW lui-même, une famille. Il reconnaissait ensuite encore la famille des Procyonidés (ib., p. 433) — à laquelle on rapporte actuellement aussi le Kinkajou — et voyait dans les Ursidés et les Félidés les extrêmes de l'ordre (ib., p. 435), envisagé au point de vue du régime alimentaire.

Aux familles mentionnées et généralement acceptées, est venue s'ajouter, grâce aux recherches de POCOCK (1916, etc.) et de W. K. GREGORY et M. HELLMAN (1939), une huitième, celle des Mangoustes — les Herpestidés (ou Mungotidés). Précédemment on rangeait les Mangoustes dans la famille des Viverridés, dont elles diffèrent par une série de caractères importants (2).

La fusion des *Cynoidea* avec les *Arctoidea* en une seule catégorie n'est pas si indiscutable qu'il le semble à G. G. SIMPSON (1945). Par contre, les *Aeluroidea* peuvent beaucoup plus aisément être considérés comme un groupement naturel comprenant les familles des Félidés, des Viverridés, des Herpestidés et des Hyénidés.

En effet, un grand nombre de caractères morphologiques leur sont communs et les distinguent des autres *Carnivora*. Ces caractères sont, d'après l'ouvrage de Max WEBER (1928), les suivants :

1) bulles tympaniques composées chacune de deux parties : tympanique et endotympanique dont les cavités sont séparées par une cloison osseuse;
2) processus paroccipital, de chaque côté du crâne, soudé à l'arrière de la bulle tympanique respective à la manière de la cupule portant la graine dans un gland de chêne;
3) cavités nasales avec os maxillo-turbinaux n'isolant pas les cornets ethmo-turbinaux supérieurs des narines externes (3);

(2) D'une façon qui paraît actuellement étrange, N. SEVERTZOW (l.c.) rapprochait les Mangoustes, par l'intermédiaire du genre *Nyctereutes*, des Canidés.

(3) Ce caractère a conduit E. D. COPE (1882) à désigner les Aeluroïdes du nom (de « tribue ») des *Epimycteri* par opposition à la plupart des autres Carnivores qu'il appelait les *Hypomycteri*, auxquels se rapportent aussi les Pandas, « *Aeluridae* ». — Les *Aeluroidea* ont cinq paires de cornets olfactifs (une paire de *nasoturbinalia* et 4 paires d'*ethmoturbinalia*), et les Canidés leur ressemblent à ce point de vue, tandis que chez les *Arctoidea* (dans le sens de FLOWER), il y a 5 ou 6 ethmoturbinaux.

4) brièveté des canaux carotidiens;
5) présence, dans l'intestin, d'un *caecum* (que parmi les Carnivores non aeluroïdes, on retrouve chez les Canidés);
6) présence, dans l'appareil génital, de glandes de Cowper;
7) os pénial *(baculum)* court ou même absent;
8) prostate saillante; *glandulae vasis deferentis*, absentes (ces deux particularités anatomiques se retrouvent chez les Canidés).

A ces caractères distinctifs il paraît permis d'ajouter le suivant :

9) pelage souvent tacheté ou strié transversalement (Tigre, Mangouste zébrée, Hyène striée, etc.; ce modèle de pelage se retrouve cependant dans certaines races de Chiens domestiques : dogue, levrette).

Parmi les quatre familles des Aeluroïdes, les *Felidae* et les *Viverridae* se rapprochent morphologiquement davantage l'une de l'autre que des deux autres familles; elles ont en effet en commun les particularités structurales suivantes :

1) 13 paires de côtes (nombre qu'on retrouve chez les Canidés, les autres non-aeluroïdes ayant le plus souvent 14 paires);
2) griffes rétractiles (chez les Félins et certains Viverridés; on retrouve ce caractère, parmi les *Arctoïdea*, chez le Panda);
3) pupille se contractant en fente verticale chez des nombreuses espèces;
4) queue souvent annelée; etc.

Les *Herpestidae* et les *Hyaenidae* ont également des caractères structuraux qui les unissent plus étroitement : plus de 13 paires de côtes (14 et 15 à 16 respectivement); présence, dans certains genres, de quatre doigts seulement à chacune des quatre pattes; etc.

Admettant que les quatre familles des Aeluroïdes sont toutes réunies par des liens de parenté, il est permis d'exprimer, dans un schéma montrant ces liens, le degré de parenté plus étroite par des lignes plus grosses ou doubles; la fig. 1 présente la projection sur le plan d'un tétraèdre aux sommets duquel on aurait disposé les quatre familles en question; le schéma en forme de tétraèdre semble mieux correspondre qu'un schéma à deux dimensions, à l'idée de la différenciation d'un groupe d'organismes dans l'espace et le temps.

Lorsqu'on examine l'évolution de la dentition dans la série des Carnivores, on constate que le passage d'un régime ancestral végétarien ou omnivore — auquel restent encore fidèles beaucoup d'Arctoïdes et de Viverridés —à un régime plus exclusivement zoophage (Félins, Ours blanc), s'exprime par :

1) la réduction progressive des surfaces triturantes des molaires;
2) la réduction du nombre même de dents jugales, en commençant par les molaires postérieures et en continuant par les prémolaires antérieures.

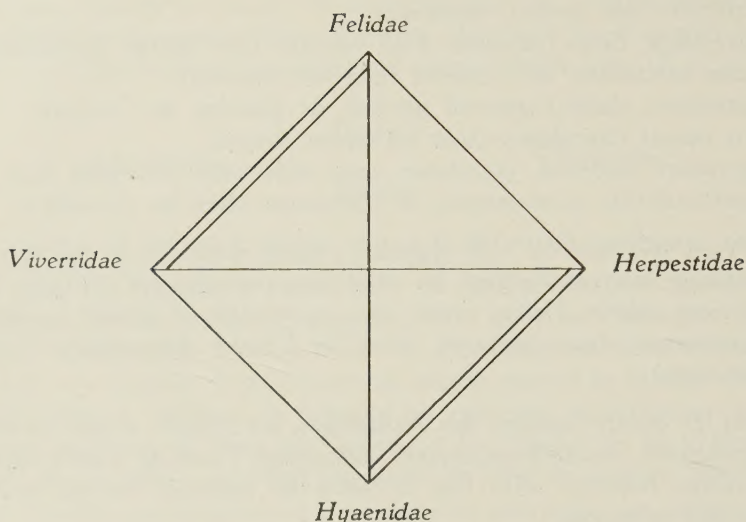


Fig. 1. — Schéma des liens de parenté unissant les Aeluroïdes; les lignes doubles expriment la parenté plus étroite.

Si on prend en considération les précurseurs fossiles des Carnivores actuels (voir : W. K. GREGORY, 1910; N. KRETZOI, 1945; G. G. SIMPSON, 1945), on apperçoit que la fonction de « dents carnassières » était dévolue, chez les premiers, à une paire (de chaque côté de la bouche) de dents antagonistes autre que la paire $\frac{P^4}{M_1}$ (4), chargée de cette fonction chez les espèces actuelles : c'était notamment la paire $\frac{M^1}{M_2}$ ou même la paire $\frac{M^2}{M_3}$. Ainsi donc au raccourcissement progressif des arcades des rangées dentaires correspond, dans l'évolution des Carnivores (au sens large du mot), l'attribution de la fonction lacérante à des dents situées de plus en plus en avant. C'est un phénomène opposé à l'allongement, au cours de la vie individuelle, des mâchoires de l'arrière, processus brillamment démontré par O. AICHEL (1918) sur des crânes d'Eléphant, de Siréniens et humains; à l'allongement dû à l'éruption de la série des molaires définitives à l'arrière de la série des molaires de la dentition de lait et non à leur place, reprise par les prémolaires (FRECHKOP, 1948); enfin, à l'allongement dû à l'accroissement vers l'arrière, par polyisomérisme (W. K. GREGORY, 1934), de la couronne

(4) P^4 : quatrième prémolaire supérieure, M_1 : première molaire inférieure.

de la molaire postérieure (cas de *Hydrochoerus*, de *Phacochoerus*) ou de chacune des dents jugales (cas des *Proboscidea*).

Les raccourcissements des rangées de dents post-canines au cours de la différenciation du groupe des Aeluroïdes peut être exprimé par le graphique suivant (fig. 2). On voit que les extrêmes de la réduction de la

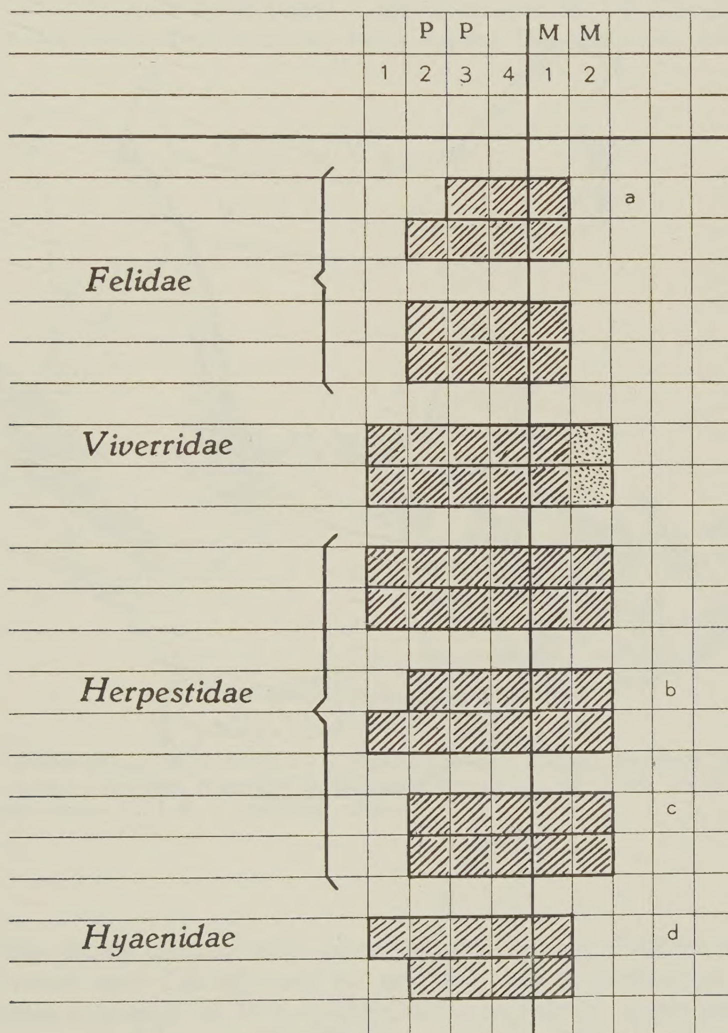


Fig. 2. — Schéma de la réduction de la longueur des rangées des dents post-canines chez les Aeluroïdes; PP : prémolaires avec N[os] d'ordre, MM : molaires (idem); la rangée supérieure des carrés dans chaque graphique correspond à une demi-mâchoire supérieure, la rangée des carrés inférieure, à une demi-mâchoire inférieure; les petites lettres indiquent les cas particuliers de : *a : Lynx; b : Galerella; c : Crossarchus; d : Hyaena* et *Crocotta* (la formule dentaire est encore plus réduite chez *Proteles*); les carrés pointillés correspondent à des dents qui sont absentes chez certains genres des Viverridés.

formule dentaire se rencontrent chez les Félidés et les Hyénidés; les animaux de ces deux familles sont, comme l'on sait, parfaitement digitigrades.

A la dissemblance des formules dentaires chez divers Aeluroïdes s'ajoute celle de leurs mâchoires inférieures. Tandis que chez les Félins le bord inférieur de la mandibule est presqu'une ligne droite, observée

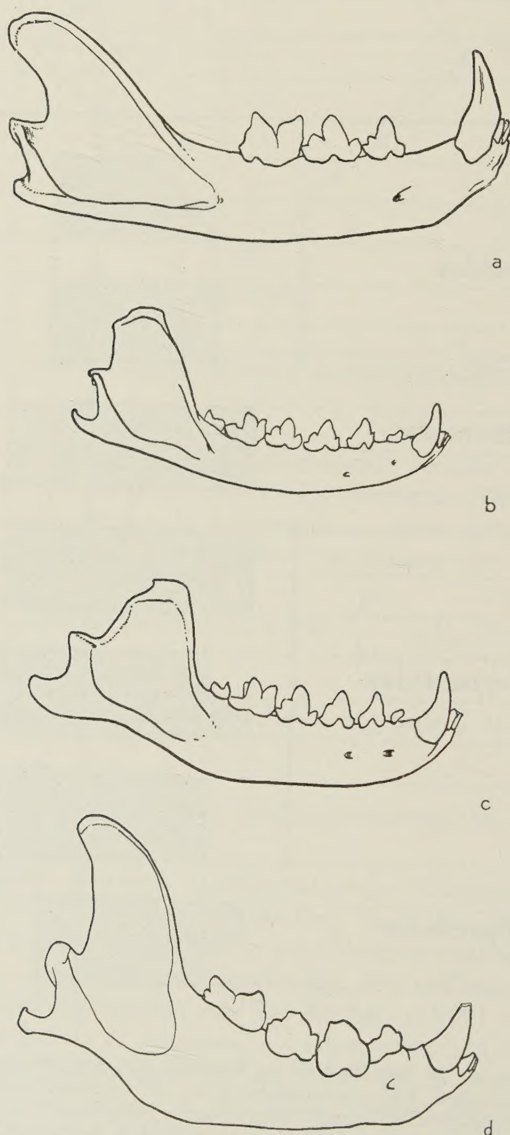


Fig. 3. — Vue latérale de mandibules de : *a* : *Felis sylvestris* SCHREBER (grandeur nature); *b* : *Genetta genetta* (LINNÉ) (× 7/9); *c* : *Mungos widdringtoni* (GRAY) (environ 4/5 de la grandeur nature); *d* : *Crocotta crocuta* (ERXLEBEN) (× 1/3); *a*, *b* et *c*, d'après G. S. MILLER, 1912.

surtout chez les genres de grande taille, chez les Hyènes ce bord est courbé, à peu près à l'endroit d'une verticale qui passerait derrière la carnassière. Les Viverridés et les Herpestidés constituent la transition d'un type de mandibule à l'autre (fig. 3).

Chez les Hyènes, — notamment la tachetée, la rayée et celle des cavernes († *Hyaena spelaea*), — la forme de la mandibule est en corrélation avec une autre particularité. Celle-ci consiste dans la disposition en escalier des bords alvéolaires des dents jugales (fig. 4). Cette différence

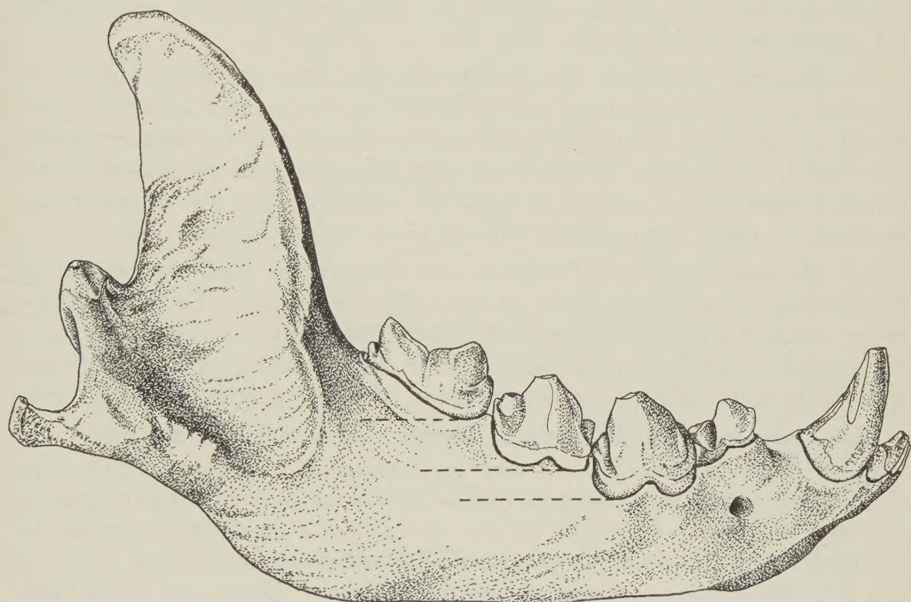


Fig. 4. — Mandibule vue de profil d'une Hyène tachetée, *Crocotta crocuta* (ERXLEBEN); les lignes pointillées indiquent la différence de niveau des bords alvéolaires des dents jugales (2/3 de la grandeur nature).

de niveau est en quelque sorte contre-balancée par la structure générale des Hyènes dont l'arrière-train est plus bas que la hauteur au garrot. Au raccourcissement de la mandibule, dû à sa flexion, correspond celui des rangées dentaires supérieures qui, au niveau de l'origine des processus zygomatiques des squamosaux, s'incurvent vers la ligne médiane du palais, de sorte que les molaires (M^1 et M^2) ébauchent, de chaque côté de la cavité buccale, une cloison postérieure de celle-ci.

Dans son étude concernant les Hyènes, R. F. EWER (1954) dit que leurs dents jugales sont spécialisées pour deux fonctions : « bone crushing and meat slicing »; il prétend que « the latter is performed at the posterior

end of the jaw and the former more anteriorly ». Malgré que la disposition des dents jugales inférieures en escalier semblerait pouvoir appuyer l'assertion de l'auteur cité, on ne conçoit pas l'avantage qu'il y aurait si l'objet à écraser (un os, en l'occurrence) se trouvait éloigné du point d'attache du levier (de la mandibule, dans ce cas) exerçant la pression sur l'objet.

La disposition en escalier des dents jugales inférieures est ébauchée chez certains Herpestidés *(Herpestes, Atilax)*. La brièveté du museau par rapport à la partie post-orbitaire du crâne est cependant plus frappante chez les Mangoustes que chez les Hyènes et distingue précisément les premières des Viverridés (fig. 5).

La mâchoire inférieure des Félidés restant plus ou moins droite, le raccourcissement du museau en est compensé d'une autre manière : leur crâne, vu de profil, montre la position très inclinée des os nasaux, tandis que l'arrière de la boîte cérébrale est situé beaucoup plus bas que le front. Ainsi le plan des os nasaux et celui qui reposerait sur les os pariétaux, forment un angle bien accusé, surtout dans les crânes des Lynx.

Les Herpestidés et les Viverridés ont en commun quelques caractères morphologiques et éthologiques qu'on qualifie de primitifs. Ce sont notamment : l'allure non-digitigrade, mais semi-plantigrade ou semi-digitigrade; les formules dentaires plus complètes; le régime alimentaire moins carnassier; la présence du canal alisphénoïde (de chaque côté du crâne); etc.

Une chose est évidente et qui ne semble jamais avoir été discutée, c'est que les Félins et les Hyènes sont les termes de la différenciation des Aeluroïdes, termes entre lesquels oscille la spécialisation des autres genres de cette catégorie. Au point de vue de la forme générale du crâne, la différenciation des familles examinées peut être résumée ainsi (voir la fig. 5) : les Félidés ont subi un raccourcissement du museau en comparaison des Viverridés; les Hyénidés, comparés aux Herpestidés, ont subi une réduction volumétrique impressionnante de la boîte cérébrale, le développement de la partie faciale de ces charognards appelés à dévorer des os, s'étant produit au détriment de leurs facultés psychiques, Deux courants opposés ont conduit à la différenciation des Aeluroïdes : l'un, des Civettes aux Chats, l'autre, des Mangoustes aux Hyènes.

Bien qu'on puisse être tenté d'exprimer les liens de parenté entre les *Canidae, Ursidae, Procyonidae* et *Mustelidae* de la même façon que notre schéma (fig. 1) représente les liens entre les quatre familles des Aeluroïdes, les détails structuraux que les *Canidae* ont en commun avec les *Felidae*, s'y opposent.

Ces caractères morphologiques communs aux deux familles sont, comme l'on sait, les suivants : treize paires de côtes; allure digitigrade; formule digitale : II $<$ III $=$ IV $>$ V; presque toujours, 5 doigts au membre antérieur, 4 (orteils), au membre postérieur; présence d'un caecum; prostate saillante simultanément avec l'absence des *glandulae vasis deferentis;* poche au bord externe de l'oreille. Les paléontologistes soup-

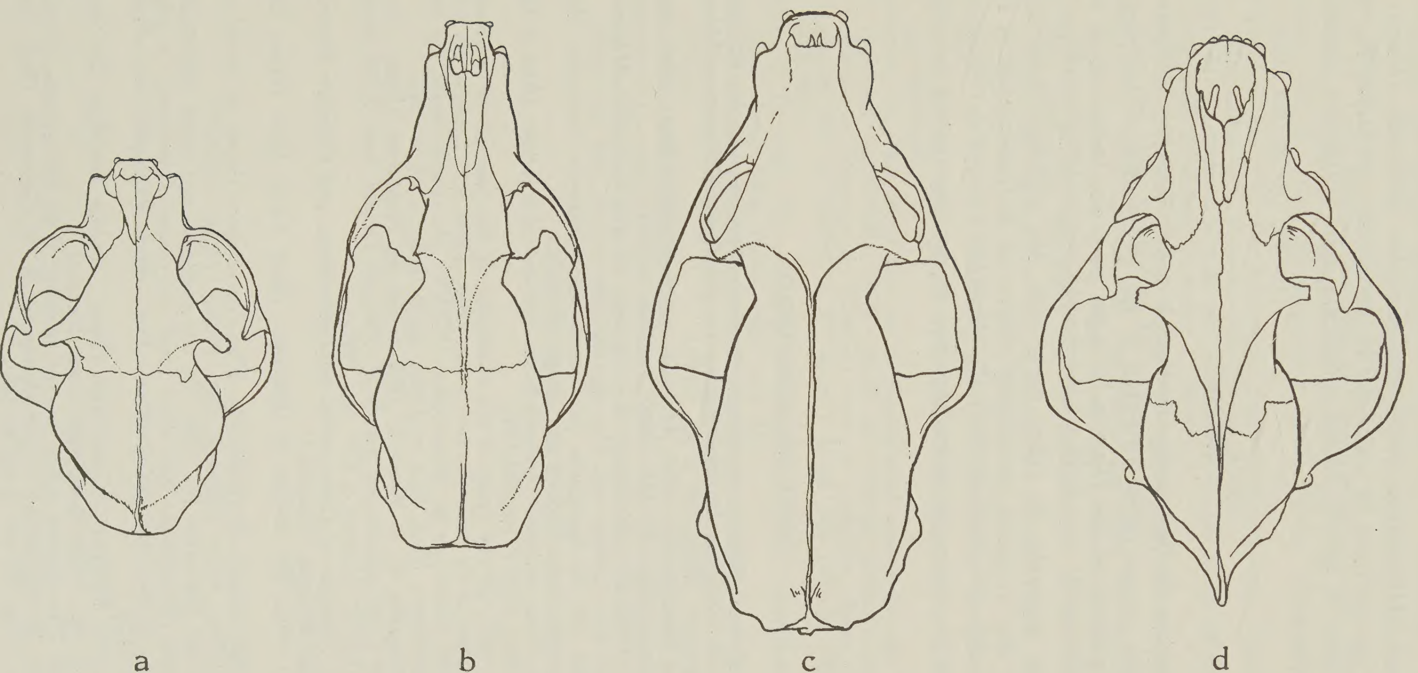


Fig. 5. — Vue supérieure des crânes de : *a : Felis sylvestris* Schreber (× 1/2); *b : Genetta genetta* (Linné) (× 7/9); *c : Mungos widdringtoni* (Gray) (× 4/5); *d : Crocotta crocuta* (Erxleben) (× 1/3); *a, b* et *c*, d'après G. S. Miller; *d*, original.

çonnent les (†) *Miacidae* d'être les ancêtres des deux familles en question et parlent même (HÜRZELER, 1940) des Canidés félinoïdes. Dans ces conditions, on est contraint de maintenir la distinction que faisait FLOWER entre les *Cynoidea* et les *Arctoidea*, auxquels nous voudrions consacrer une étude ultérieure.

RÉSUMÉ.

Dans la catégorie des Aeluroïdes de l'ordre des Carnivores, les liens de parenté sont plus étroits entre les Félins et les Viverridés, d'une part, et entre les Mangoustes et les Hyènes, d'autre part. La forme de la mâchoire inférieure est en corrélation avec la réduction de la dentition, et la conformation générale du crâne varie avec les régimes alimentaires non-identiques des animaux considérés. Aussi la différenciation à l'intérieur de la catégorie examinée s'est-elle produite suivant des tendances opposées : vers les types du carnassier pur et du charognard accompli.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

AICHEL, O., 1918, *Kausale Studien zum ontogenetischen und phylogenetischen Geschehen am Kiefer mit besonderer Berücksichtigung von Elephas und Manatus.* (Abhandl. Akad. Wissensch., Berlin, N° 3, pp. 1-109.)

BOURDELLE, E., et BRESSOU, C., 1953, *Anatomie régionale des animaux domestiques. IV. Carnivores. Chien et Chat.* (Paris, Baillière et fils.)

BUTTLER, P. M., 1946, *The Evolution of Carnassial Dentitions in the Mammalia.* (Proc. Zool. Soc. London, vol. 116, pp. 198-220.)

COPE, E. D., 1882, *On the systematic relations of the Carnivora Fissipedia.* (Proc. Amer. Philosoph. Soc., Philad., vol. 20, pp. 471-475.)

EWER, R. F., 1954, *Some adaptative features in the dentition of Hyaenas.* (Ann. & Mag. of Natur. Hist., (12) 7, pp. 188-194.)

FLOWER, W. H., 1869, *On the value of the characters of the base of the cranium in the classification of the order Carnivora, etc.* (Proc. Zool. Soc. London, pp. 4-37.)

FRECHKOP, S., 1948, *Notes sur les Mammifères.* XXXV. *Du remplacement des dents chez les Ruminants.* (Bull. Mus. r. d'Hist. natur. Belg., t. 24, n° 34.)

GRASSÉ, P.-P., BOURLIÈRE, F., et VIRET, J., 1955, *Ordre des Fissipèdes.* (Dans : *Traité de Zoologie* publié sous la direction de M. Pierre-P. Grassé; tome XVII, premier fasc., pp. 194-291; Masson et Cie, ed.; Paris.)

GRAY, J. E., 1869, *Catalogue of Carnivorous, Pachydermatous, and Edentate Mammalia in the British Museum.* (London.)

GREGORY, W. K., 1910, *The orders of Mammals.* (Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., vol. 27.)

— , 1934, *A half-century of trituberculy. The Cope-Osborn theory of dental evolution, etc.* (Proc. Amer. Philosoph. Soc., Philad., 73, pp. 169-317.)

GREGORY, W. K. and HELLMAN, M., 1939, *On the evolution and major classification of the Civets (Viverridae) and allied fossil and recent Carnivora : a phylogenetic study of the skull and dentition.* (Proc. Amer. Philosoph. Soc., Philad., 81, pp. 309-392.)

HILZHEIMER, M., 1925, *Raubtiere. (Carnivora).* (Dans : *Brehms Tierleben, Die Säugetiere*, Bd. III, pp. 1-429; Bibliograph. Inst., Leijzig.)

HOUGH, J. R., 1948, *The auditory region in some members of the Procyonidae, Canidae, and Ursidae. Its significance in the phylogeny of the Carnivora.* (Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 92, art. 2, pp. 67-118.)

HÜRZELER, J., 1940, *Sur les Canidés félinoïdes du Miocène européen.* (Eclogae geolog. helvet., vol. 33, pp. 229-230.)

— , 1944, *Zur Revision der europäischen Hemicyoniden.* (Verhandl. Naturforsch. Geselsch. Basel, vol. 55, pp. 131-157.)

KRETZOI, M., 1945, *Bemerkungen über das Raubtiersystem.* (Ann. Hist.-Natural. Musei Nation. Hungarici, Budapest, vol. 38, n° 4, pp. 59-83.)

MATTHEW, W. D., 1910, *The Phylogeny of the Felidae.* (Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., vol. 28, pp. 289-310.)

MATTHEWS, L. H., 1939, *The bionomics of the Spotted Hyaena, Crocuta crocuta Erxl.* (Proc. Zool. Soc. London, vol. 109, pp. 43-56.)

MIVART, St. G., 1881, *The Cat. An introduction to the study of backboned animals especially Mammals.* (London, J. Murray.)

OSBORN, H. F., 1907, *Evolution of Mammalian molar teeth to and from the triangular type, etc.* (New York, The Macmillan Company.)

POCOCK, R. I., 1915, *On the feet and glands and other external characters of the paradoxurine genera, etc.* (Proc. Zool. Soc. London, pp. 387-412.)

— , 1916, *On the external characters of the Mongooses (Mungotidae).* (Proc. Zool. Soc. London, pp. 349-374.)

— , 1919, *The classification of the mongooses (Mungotidae).* (Ann. and Magaz. of Natur. Hist., (9) 3, pp. 515-524.)

— , 1933a, *The Civet-Cats of Asia.* (J. Bombay Natur. Hist. Soc., vol. 36, pp. 423-449.)

— , 1933b, *The rarer genera of oriental Viverridae.* (Proc. Zool. Soc. London, pp. 969-1035.)

SEVERTZOW, N., 1857-58, *Notice sur la classification multisériale des Carnivores, spécialement des Félidés, et les études de zoologie générale qui s'y rattachent.* (Revue et Magasin de Zoologie pure et appliquée, Paris; 2me série, t. IX, pp. 387-391 et 433-439, et 3me série, t. I, pp. 3-8, 145-150, 193-196, 241-246 et 385-393).

SIMPSON, G. G., 1945, *The principles of classification and a classification of Mammals.* (Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., vol. 85.)

STRAUS-DURCKHEIM, H., 1845, *Anatomie descriptive et comparative du Chat, type des Mammifères en général et des Carnivores en particulier* (2 tomes et atlas). (Paris.)

WEBER, Max, 1927-1928, *Die Säugetiere.* (2te Aufl., Band I & II; Jena, G. Fischer.)

WORTMAN, J. L., and MATTHEW, W. D., (1899) 1900, *The ancestry of certain members of the Canidae, the Viverridae, and Procyonidae.* (Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., vol. XII, art. VI, pp. 109-138.)

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.

AD. GOEMAERE, Imprimeur du Roi, 21, rue de la Limite, Bruxelles